УДК 598.2:591.483

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ НЕРВОВ МЫШЦ ПЛЕЧЕВОГО СУСТАВА НЕКОТОРЫХ ПТИЦ

В. Ф. Сыч

(Институт зоологии АН УССР)

Вопросам топографии, строения и функции мышц грудной конечности у птиц посвящено значительное количество работ отечественных и зарубежных авторов (Gadow, Selenka, 1891; Fürbringer, 1902; Howell, 1937; Гладков, 1937, 1949; Дементьев, 1940; Fisher, 1946; Штегман, 1957; George, Berger, 1966; Шестакова, 1971). Исследователей интересовали топография, места прикрепления к костным элементам и весовые соотношения мышц, связанные с особенностями динамики крыла. Сведений о внутренней структуре мышц и морфологии их экстра- и интраорганных нервов в литературе нет.

Ниже изложены некоторые результаты изучения соотносительного развития и внутренней структуры грудной, надкоракоидной и дельтовидной мышц, а также особенностей вступления и прохождения нервов в мышцах. Работа выполнена на 13 представителях шести отрядов птиц: поганки — Podicipedes; голенастые — Gressores, дневные хищники — Accipitres, куриные — Galli, длиннокрылые — Macrochieres, воробьиные — Passeres.

Грудной мускул (m. pectoralis). Мнения авторов относительно происхождения и названия этого мускула птиц противоречивы. Джордж и Бергер (George, Berger, 1966) называют его «pectoralis», считая ошибочным название «m. pectoralis major», предложенное Шуфельдтом (Shufeldt, 1890) и Лоуве (Lowe, 1939). Хауэлл (Howell, 1937) утверждает, что большая поверхностная грудная мышца птиц является гомологом не поверхностной (major), а малой грудной мышцы (pectoralis minor) млекопитающих. Исследованные источники формирования нерва грудной мышцы дают нам основание присоединиться к мнению Хауэлла: оказалось, что обе ветви грудного нерва формируются вентральными ответвлениями каудальных спинномозговых нервов плечевого сплетения: первым грудным — у колибри длинноклювой солнечной, первым грудным и последним шейным — у перепела обыкновенного, ласточки городской и грача обыкновенного, а у поганки большой, ястреба-тетеревятника, стрижа черного, щегла обыкновенного, снегиря обыкновенного, воробья домового — первым грудным, последним, а также предпоследним шейным спинномозговыми нервами. Грудной мускул представлен грудной и брюшной частями. Последняя кожного происхождения, развита слабо, у некоторых птиц (например, ястреб-тетеревятник) отсутствует. Дистальная часть мускула обычно окружена апоневротическим футляром. Вследствие обширности места прикрепления грудного мускула на грудине и различного направления его мышечных волокон, задняя порция мускула оттягивает крыло назад, а средняя и передняя тянут крыло вниз и вперед. Наиболее развит (относительно) грудной мускул у стрижа черного и ласточки городской (таблица), отличающихся продолжительным и быстрым полетом, основная тяга в ходе которого возникает при взмахе крыла вниз, осуществляемом грудным мускулом. Трепещущий (вибрационный) тип полета колибри с большой частотой взмахов крыла и

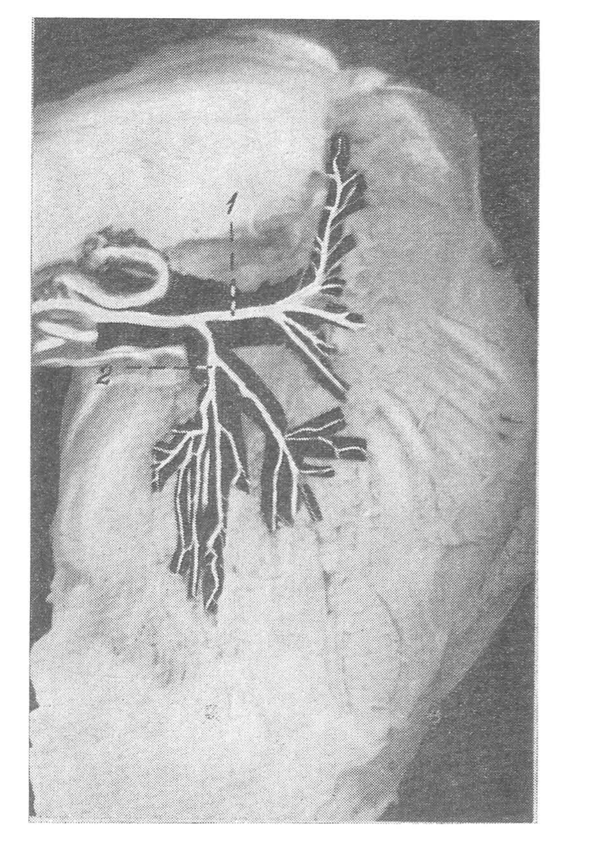


Рис. 1. Дорсальная поверхность большого грудного мускула ястреба-тетеревятника:
1 — краниальная ветвь грудного нерва; 2 — каудальная ветвь того же нерва (×1,13).

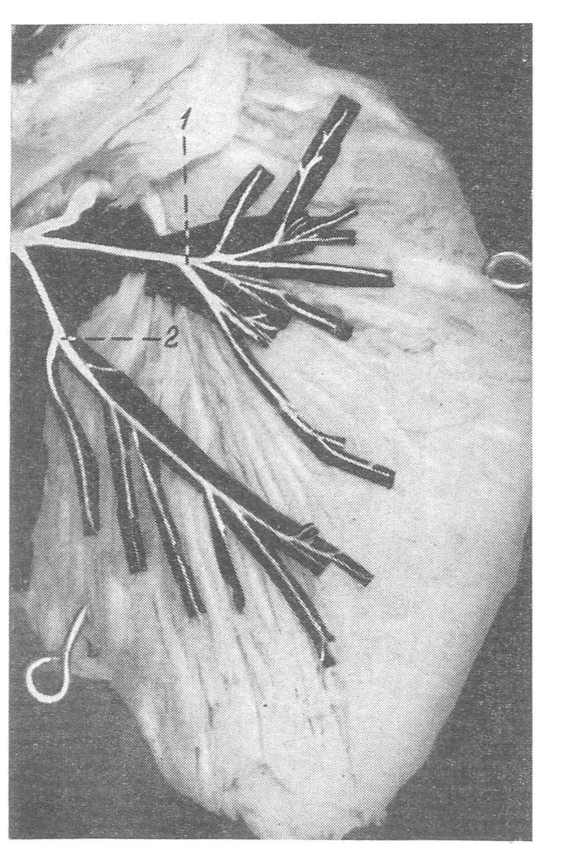


Рис. 2. Большой грудной мускул дрозда черного:
1 — краниальная нервная ветвь; 2— каудальная нервная ветвь (×2,2).

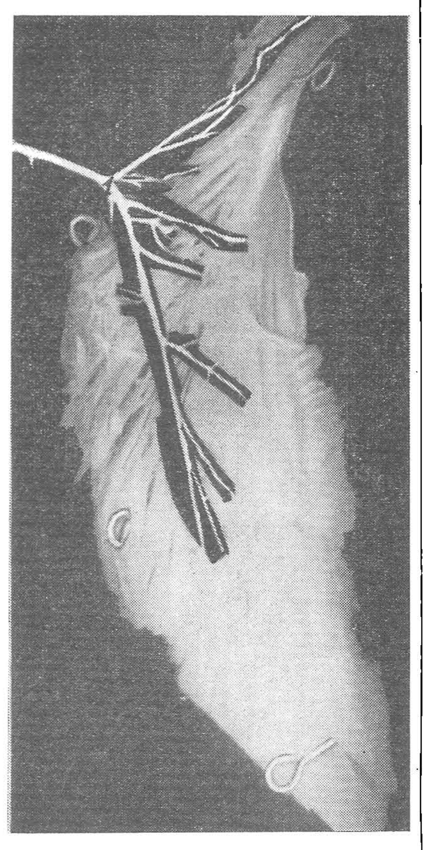


Рис. 3. Магистральный тип ветвления нерва на дорсальной поверхности надкоракоидного мускула ястреба-тетеревятника.

Отношение веса мышц плечевого сустава к общему весу мышц крыла, %

Вид	M. pectoralis	M. supracoracoideus	M. deltoideus major	
			anterior	posterior
Стриж черный *(Apus apus)*	84,49	8,62	1,43	—
Ласточка городская *(Delichon urbica)*	77,20	3,56	3,09	—
Поганка большая *(Podiceps cristatus)*	76,44	7,28	1,46	—
Грач обыкновенный *(Corwus frugilegus)*	70,41	4,17	2,35	—
Цапля серая *(Ardea cinerea)*	66,30	5,50	4,44	—
Ястреб-тетеревятник *(Accipiter gentilis)*	69,72	4,65	4,35	0,06
Воробей домовый *(Passer domesticus)*	77,00	5,99	5,75	—
Перепел обыкновенный *(Coturnix coturnix)*	72,93	12,61	2,22	—
Щегол обыкновенный *(Carduelis carduelis)*	71,44	6,88	1,75	1,74
Снегирь обыкновенный *(Pyrrhula pyrrhula)*	67,72	8,12	2,58	1,43
Дрозд черный *(Turdus merula)*	69,40	8,00	0,21	0,30
Каменка обыкновенная *(Oenanthe oenanthe)*	69,91	7,54	2,64	—
Колибри длинноклювая солнечная *(Phaethornis superciliosus)*	64,95	24,23	0,46	—

«висением в воздухе» требует создания подъемной силы, равной весу тела, и в значительно меньшей степени силы тяги, что и является причиной увеличения веса мышц, поднимающих крыло и уменьшения относительного веса m. pectoralis.

В грудную мышцу краниальнее ее средней части вступают с дорсальной стороны две ветви грудного нерва, каждая из которых у большинства изученных птиц (поганка большая, перепел обыкновенный, воробьиные птицы) имеет самостоятельное начало: краниальная ветвь, иннервирующая краниальную и более глубокую часть мышцы, формируется за счет краниальных, а каудальная — за счет каудальных спинномозговых нервов плечевого сплетения. Так, например, у поганки большой краниальную ветвь грудного нерва образуют XVIII и XIX шейные нервы, а каудальную — XIX шейный и I грудной спинномозговые нервы; у снегиря обыкновенного соответственно — XI—XII шейные, XII—XIII шейные и I грудной спинномозговые нервы.

Краниальная ветвь грудного нерва после вступления в мышцу проходит в кранио-вентральном направлении поперек мышечных пучков и имеет четко выраженный магистральный тип ветвления (рис. 1), что соответствует перистому, хотя и слабо выраженному у некоторых видов, строению глубокого слоя грудного мускула. Каудальная ветвь грудного нерва, иннервирующая каудальную часть мускула с продольноволокнистой структурой, разветвляется в мышце по переходному или рассыпному типу (рис. 1). Лишь у стрижа черного, дрозда черного, каменки обыкновенной, ласточки городской, у которых строение каудальной части мускула приближается к перистому, каудальная ветвь грудного нерва имеет магистральный тип ветвления (рис. 2).

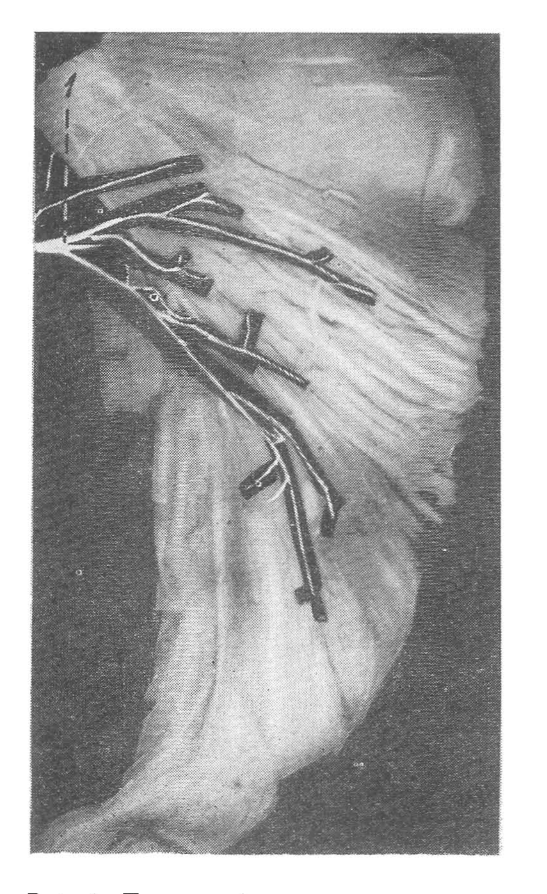


Рис. 4. Переходный тип ветвления нерва надкоракоидного мускула у поганки большой (×1,9).

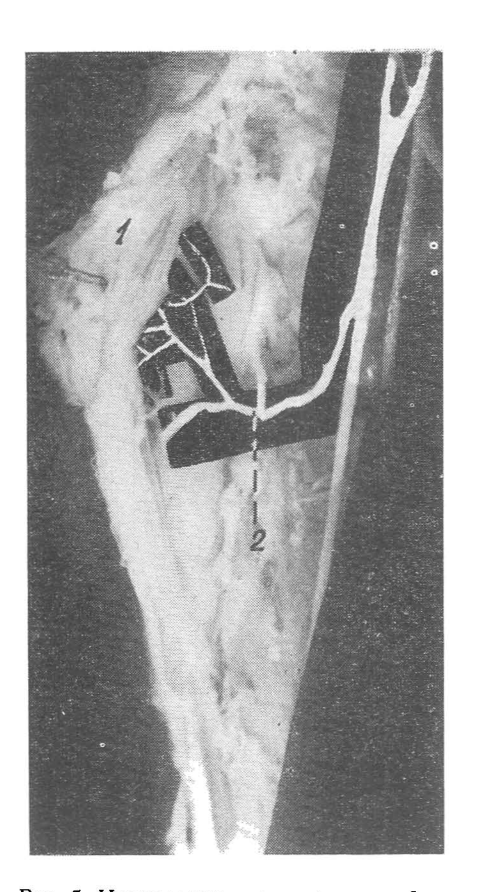


Рис. 5. Иннервация задне-дорсальной поверхности плеча грача-обыкновенного:
1 — задний дельтовидный мускул; 2 — ветви подмышечного нерва (×1,9).

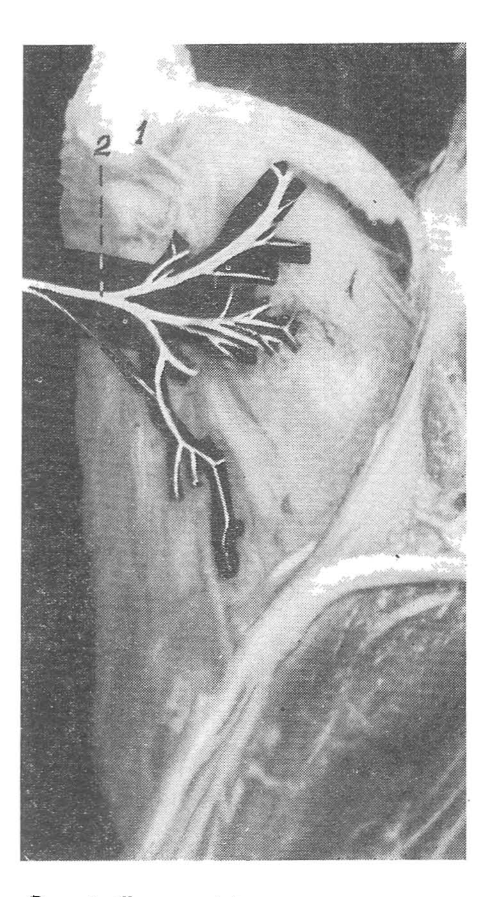


Рис. 6. Переходный тип иннервации передней дельтовидной мышцы ястреба-тетеревятника:
1 — задний дельтовидный мускул; 2 — ветви подмышечного нерва (×2,09).

Отмеченные выше различия в строении и иннервации поверхностной и глубокой частей грудного мускула позволяют нам присоединиться к мнению Штреземана (Stresemann, 1934) о возможном различии их функций — если поверхностная часть осуществляет опускание крыла при машущем полете, то более глубокая часть фиксирует крыло при планирующем полете. Функция фиксации плечевой кости во время полета обусловила перистое или переходное к перистому строение соответствующей части грудного мускула у всех исследованных видов птиц за исключением колибри.

Надкоракоидный мускул (m. supracoracoideus). Некоторые авторы обозначают его как «m. pectoralis minor» (Arvey, 1951), другие как «m. pectoralis secundus» (Shufeldt, 1890), третьи как «m. subclavius» (Parker, Haswell, 1947). Хауэлл (Howell, 1937) сравнивает этот мускул с m. pectoralis major млекопитающих. Джордж и Бергер (George, Berger, 1966), учитывая глубокое положение рассматриваемой мышцы, считают целесообразным «вернуть ей традиционное название» m. supracoracoideus. Наши данные об иннервации мускула краниальными сегментами плечевого сплетения подтверждают мнение Хауэлла о гомологии рассматриваемой мышцы с m. pectoralis major млекопитающих.

Относительный вес надкоракоидного мускула у птиц с планирующим и скользящим полетом (ястреб-тетеревятник, ласточка городская) меньше, чем у птиц, в полете которых скольжение и планирование непродолжительны или отсутствуют вовсе (колибри, перепел обыкновенный). Большая частота взмахов крыла у колибри делает невозможным пассивное поднятие крыла под воздействием движущегося потока воздуха. Здесь поднятие крыла является результатом активной работы мышц, прежде всего надкоракоидного мускула, что и объясняет значительную степень его развития. У представителей большинства исследованных нами видов m. supracoracoideus имеет двухперистую структуру (рис. 3), что указывает на статодинамический характер его функции. Лишь у поганки большой, перепела обыкновенного и колибри структура мышцы веретеновидная и свидетельствует о преимущественно динамическом характере ее функции.

Надкоракоидный мускул иннервируется n. supracoracoideus, формирующимся за счет вентральных ветвей краниальных сегментов плечевого сплетения. Этот нерв проходит на дорсальной поверхности коракоидной кости и проникает в переднюю часть мышцы с латеральной стороны. Следуя близ дорсальной поверхности мускула к его каудальному краю, нерв разветвляется по магистральному типу (рис. 3). У поганки большой, перепела обыкновенного и колибри надкоракоидный мускул иннервируется по переходному типу (в начальной части рассыпному или сложнодихотомическому, а затем — магистральному типу ветвления), что соответствует веретеновидной (одноперистой) структуре этого мускула (рис. 4).

Дельтовидный мускул (m. deltoideus major) состоит из двух головок — передней и задней. Обе головки значительно развиты у цапли серой, ястреба-тетеревятника, воробья домового, у которых слабо развит надкоракоидный мускул (таблица). Это подтверждает мнение Си (Sy, 1936) о том, что дельтовидный мускул играет у некоторых птиц существенную роль в поднятии крыла. Проведенные им опыты показали, что птицы с перерезанным m. deltoideus сохраняют способность летать. У большинства птиц дельтовидный мускул имеет продольноволокнистое строение и только у поганки обыкновенной, цапли серой, стрижа черного, ласточки городской и грача обыкновенного передняя, а у стрижа черного и задняя головки имеют веретеновидную структуру.

M. deltoideus major иннервируется подмышечным нервом (n. axillaris), входящим в проксимальный отдел мускула и одной-двумя ветвями лучевого нерва (n. axillaris), входящими в дистальный отдел мускула. Основной ствол подмышечного нерва проходит магистрально поперек мышечных волокон, отдавая последовательно ветви к m. deltoideus major anterior et posterior и, выйдя на дорсальную поверхность последнего, вступает в m. propatagialis brevis. К задней головке подходит чаще всего одна ветвь, разветвляющаяся в средней части мышцы по рассыпному типу (рис. 5). Распределение нервных ветвей в передней головке дельтовидной мышцы более сложное в связи с ее веретеновидной или переходной к веретеновидной структурой (рис. 6). Обычно, от основного ствола подмышечного нерва отходит несколько ветвей, из которых наиболее развитая иннервирует дистальную часть передней головки. У поганки большой эта ветвь отходит выше места вступления основного ствола в мышцу. Ветвление ее магистральное при веретеновидной и переходное при продольноволокнистой структуре мышц с небольшой длиной мышечных волокон. Укорочение последних связано с обширной областью фиксации их на плечевой кости. Другие, более тонкие, ветви подмышечного нерва идут к пучкам передней головки дельтовидного мускула, иннервируя мышечные волокна соответствующей части.

Таким образом, места вхождения нервов в мышцы и характер их ветвления в мышцах, действующих на плечевой сустав, зависят от внутренней структуры мышц, наблюдаемые различия которой являются результатом одного из главных путей преобразования мускулатуры грудной конечности у птиц.

ЛИТЕРАТУРА

Гладков Н. А. 1937. Сравнение особенностей ныряющих (поганки) и плавающих (чайки) птиц. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XVI, в. 1. М.

Его же. 1949. Биологические основы полета птиц. Мос. о-во исп. природы. М.

Дементьев Г. П. 1940. Руководство по зоологии. т. VI. Позвоночные птицы. М.—Л.

Шестакова Г. С. 1971. Строение крыльев и механика полета птиц. М.

Штегман Б. К. 1957. О летных качествах рябков. Зоол. журн., т. XXXVI, в. 10.

Его же. 1970. О редукции мышц в процессе эволюции класса птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. XVII.

Arvey M. D. 1951. Phylogeny of the waxwings and allied birds. Univ. Kansas publ., Museum Nat. Hist., v. 3.

Fisher H. I. 1946. Adaptions and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. Am. Midland Naturalist, v. 35.

Furbringer M. 1902. Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jena. Z. Naturw., Bd. 36.

Gadow H., Selenka E. 1891. Aves. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, in Wort and Bild. Anatomischer Teil, Leipzig.

George I. C., Berger A. I. 1966. Avian myology. Academic press. New York and London.

Howell A. B. 1937. Morphogenesis of the Shoulder architecture. Aves. Auk., 54.

Lowe P. R. 1939. On the systematic position of the swifts (suborder Cypseli) and humminbirds (suborder Trochili), with special reference to their relation to the Order Passeriformes. Traus Zool. Soc. London, v. 24.

Parker T. I., Haswell W. A. 1947. A Text-book of Zoology. 6th ed., v. 2, Macmillan, New York.

Shufeldt R. W. 1890. The Myology of the Raven (Corvus corax sinuatus). Macmillan, New York.

Sy M. 1936. Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflugel. J. Ornithol., Bd. 84.

Stresemann E. 1934. Aves Kukenthal w.u. Krumbach. Handbuch der Zoologie, v. 7. Berlin.

Поступила 28.XII 1973 г.

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF SHOULDER JOINT MUSCLE NERVES FOR CERTAIN BIRDS

V. F. Sych

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

Morphology of extra- and intraorgan nerves of the shoulder joint muscles is shown to be strictly dependent on location and internal structure of the respective muscles. The supracoracoid muscle of birds is found to be a homolog of the superficial pectoral muscle and the great pectoral muscle — a homolog of the deep pectoral one of mammals.